Acta Phytotaxonomica Sinica

小玉竹的胚胎学研究*

饶广远 (北京大学生命科学学院,北京 100871)

潘开玉

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)

EMBRYOLOGICAL STUDIES IN *POLYGONATUM HUMILE* FISCH. EX MAXIM.

Rao Guang-yuan

(College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871)

Pan Kai-yu

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Embryology of Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. was studied in the present work. The anther was found to be 4-sporangiate. The tapetum, of which each cell contained two or many nuclei at the late stage, was the Glandular type. Meiosis of the microspore mother cells was accompanied by successive cytokinesis, and resulted in isobilateral and tetrahedral tetrads. The mature pollen grains were of 2-celled type. The ovary was trilocular. The placentation was axile, but the sutures of carpels were not fully fused in the center of the ovary above the placentas. The ovule was biteguminous, crassinucellate and anatropous. The micropyle was formed by the inner integument. The development of the embryo sac was of the Allium type. Raphides were observed in the ovary wall and the outer integument after fertilization. The development of the embryo was similar to the Asterad type. The endosperm was of the Nuclear type. The gigantic endosperm nucleus was formed and not cellulated at the chalazal end. According to the data from the present and previous works, the embryological characters of Polygonatum were described. The concept and circumscription of the tribe Polygonateae proposed by Dahlgren et al. (1985) were discussed with the comparison of the embryological data in and out of the tribe. Meanwhile, the systematic relationships between the genera of the tribe were also discussed.

^{*} 国家自然科学基金资助项目。 1994-04-04 收稿。

Key words Polygonatum; Polygonatum humile; Embryology; Polygonateae; Systematic relationship

摘要 小玉竹 Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. 的花药四室。绒毡层腺质型,发育后期出现双核至多核。小孢子四分体左右对称型,偶见四面体型,胞质分裂连续型。成熟花粉具 2 细胞。子房 3 室,中轴胎座。胚珠倒生,双珠被,厚珠心,珠孔由内珠被形成。胚囊发育为葱型。受精后,子房壁和外珠被细胞中含有草酸钙针晶。胚发育类似于紫菀型,基细胞有时纵裂形成两个子细胞。胚乳核型。根据实验结果,并结合前人的资料,本文提出了黄精属的胚胎学特征,并在此基础上对黄精族的概念以及属间系统关系进行了探讨。

关键词 小玉竹;胚胎学;黄精属;黄精族;系统关系

小玉竹 Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. 隶属百合科 Liliaceae s. l.,黄精族 Polygonateae,黄精属 Polygonatum。该属约 40 种,广布于北温带,是分类学上一个十分困难的属。有关该属植物的胚胎学工作已有报道(Bjornstad, 1970;Stenar,1953;McAllister,1914),但关于小玉竹胚胎学工作迄今尚无报道。本文根据小玉竹大、小孢子的发生,雌雄配子体的发育及胚胎发生过程中的资料,同时参考前人的工作,试图探讨出能够代表和体现黄精属的胚胎学特征,并根据这些特征探讨该属在黄精族中的系统位置。

1 材料与方法

研究材料采自中国科学院植物园中草药园。固定液为卡诺氏和 FAA 固定液。以常规石蜡切片程序制片,切片厚度随发育阶段而异,一般在 6~10 um 之间。切片用铁矾-苏木精染色,固绿复染。Leitz Orthoplan 显微镜观察并照相。

2 观察结果

2.1 雌蕊、胎座及胚珠形态

小玉竹的雌蕊由 3 心皮组成,具 3 室,每室 4~6 个胚珠,通常 4 个,中轴胎座。子房具隔膜蜜腺,子房壁和成熟胚珠的外珠被中有草酸钙针晶。胚珠倒生,双珠被,珠孔由内珠被形成。胚珠维管束经珠柄止于合点。珠心为厚珠心类型(胡适宜,1982;玛海希瓦里,1950)。珠心组织在二核胚囊以前具 3~5 层细胞,随着胚囊发育,近珠孔端珠心细胞迅速解体。至四核胚囊时期,珠孔端仅剩一层表皮细胞,而合点端则解体缓慢。花柱中空,具花柱道。花柱内分布有 3 束维管束。

2.2 小孢子发生与雄配子体发育

小玉竹为多年生草本植物。2月10日的花茎还未抽出,此时,小孢子的孢原细胞已分化至次生造孢细胞时期。因此,我们没有得到次生造孢细胞以前的资料。

小玉竹的花药有 4 个药室。当花蕾长 $0.5\sim1~\text{mm}$ 时,孢原细胞已经多次分裂形成次生造孢细胞(图版 $1:1\sim2$)。次生造孢细胞分裂或不经分裂直接发育成小孢子母细胞(图版 1:3)。此时,花药壁已分化完全,由外向内依次为表皮,药室内壁,中层和绒毡层等 4 层结构。

花蕾长 1~1.5 mm 时,小孢子母细胞开始减数分裂。当减数分裂的第一次分裂完成

后即形成壁,二分体被共同的胼胝质包围(图版 1:4~5);第二次分裂后核间形成壁并分隔成四个细胞,因此,小孢子发育为连续型。小孢子四分体为左右对称型,刚形成时被胼胝质包围(图版 1:6)。随着发育,胼胝质溶解,游离小孢子的液胞逐渐增大,核行一次有丝分裂(图版 1:7)。随后,在两核之间形成弧形的细胞壁而成为两个细胞,大的为营养细胞,小的为生殖细胞。随着发育,生殖细胞和营养细胞之间的细胞壁消失,生殖细胞进入营养细胞质内,形成 2 胞花粉粒(图版 1:8)。同一花药中,小孢子的发育是不同步的。

2.3 大孢子发生,雌配子体发育

胚珠为厚珠心,当花蕾长 2.0~3.0 mm 时,珠心表皮下方的细胞分化,形成一个大的孢原细胞(图版 1:9)。此时,胚珠直立,内珠被开始分化。孢原细胞进行不均等的平周分裂,形成一个初生周缘细胞和一个造孢细胞(图版 1:10;图版 2:11)。造孢细胞体积增大,直接发育成大孢子母细胞(图版 2:12);与此同时,周缘细胞进行平周和垂周分裂,使大孢子母细胞位于珠心 3 层细胞之下。

花蕾长 3.5~4.0 mm 时,胚珠的外珠被开始分化,与此同时大孢子母细胞进行减数分裂(图版 2:13)。大孢子母细胞减数分裂第一次分裂后随即形成壁,形成二分体。二分体中仅合点端的一个进行第二次分裂,珠孔端的退化(图版 2:14~15)。第二次分裂完成后不形成壁(图版 2:16,17),产生的两个大孢子核共同参与胚囊的形成。故小玉竹的胚囊发育方式为葱型。

花蕾长 4.0~5.0 mm 时,二核胚囊的细胞质液泡化,两核逐渐移至胚囊的两极。两核进行一次有丝分裂,形成四核胚囊,其中两核分别位于合点端和珠孔端,胚囊中央为一大液泡所占据(图版 3:18)。此时,近珠孔端和胚囊两侧的珠心组织迅速解体。

4 核胚囊内的核各进行一次分裂,形成 8 核胚囊,此时,胚珠为倒生型。8 核胚囊经历时间很短,随即进行胞质分裂,珠孔端分化出卵器和 1 个上极核,合点端分化出 3 个反足细胞和 1 个下极核。成熟胚囊中的卵细胞(图版 3:21)在珠孔端由大液泡占据,细胞核位于合点端;助细胞体积稍小,珠孔端壁具丝状器(图版 3:19)。中央细胞高度液泡化,次生核较大,位于合点端(图版 3:19~20)。反足细胞呈"品"字形排列,受精前即开始退化。

2.4 胚与胚乳发育

- 2.4.1 **胚胎的发育**: 合子经一段时间休眠,进行一次横分裂,形成具顶细胞和基细胞的 2 细胞原胚,基细胞较大,液泡占据细胞大部分体积,顶细胞较小,细胞质浓,液泡化程度低(图版 3:23)。顶细胞纵裂一次,产生两个子细胞;随后,两个子细胞再横分裂一次,形成 5 细胞原胚(图版 3:24)。其中合点端的两层细胞分别行纵向或斜向分裂一次,形成具 8 个顶端细胞的原胚(图版 3:25~26)。靠近基细胞的 4 个细胞再横分裂一次形成棒状原胚(图版 3:27)。随着胚体细胞进一步行不同方向的分裂,形成球形原胚(图版 3:28~29)。直止 6 月中旬,尚未观察到胚体的器官分化。
- 2.4.2 **胚乳的发育**:胚乳发育为核型。初生胚乳核的分裂早于合子,胚乳核以游离状态分布于细胞质中。小球形胚时,胚乳游离核之间以自由壁的形式开始细胞化。此外还观察到合点端的胚乳核比其它部位的大,核仁多,且为浓厚的细胞质所包围。核的融合现象也更普遍,常形成巨形核(图版 3:30)。

3 讨论

3.1 黄精属的胚胎学特征

根据本文对小玉竹的胚胎学研究以及黄精属已有的胚胎学资料,现将本属一些植物的胚胎学性状总结归纳为表 1。

表 1 黄精属植物胚胎学性状比较表
Table 1 A comparison of the embryological characters of species in *Polygonatum*

| Characters | | Polyg- onatum humile | P. odoratum | | | | P. co- mmut- atum | P. lat- ifoli- um | P. multiflorum | | | P. verti- cillatum | |
|--|-----------------------------------|----------------------------|--|---|-----|-------------------------|-------------------------|---|----------------|-----|----------------------------------|-----------------------|-----|
| | Septal nectary | + | | | | + | | | | | + | | + |
| Ovary and ovule | Raphides | + | | | | + | | | | | + | | + |
| | Ovary room | 3 | | | | 3 | | | | | 3 | | 3 |
| | Ovules per locus | 4~6 | | | | 4 | | | | | 4 | | 4 |
| | Ovule Orientation | Aп | | | | An | | | | | An | | An |
| | Obturator | + | | | | + | | | | | + | | + |
| Nucellus | Number of integuments | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Туре | с | С | С | С | С | С | С | | С | С | С | С |
| Megasporo- genesis and female gameto- genesis | Number of archesporial cell | 1 | | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Parietal cell | + | + | + | + | + | +,- | + | + | + | +,- | +,- | +,- |
| | Arrangement of tetrads | L,T | | | L,T | L,T | | Т | | L,T | T,L | L | T,L |
| | Development type of embryo sac | Al | P | Р | Ai | P | P | Al | En | Al | P | P | P |
| | Number of antipodals | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | | 3 ~11 | 3 | 3 |
| | Filiform apparatus | + | | | | + | | | | | + | : | + |
| Embryo and endosperm | Embryogenesis type | Similar to As | | | | | | | , | | | | |
| | Endosperm type | Nu | | | Nu | Nu | Nu | | | | Nu | | NU |
| | Gigantic endosperm nucleus | + | · | | | | | | | | | | |
| Microsporo genesis | Cytokinesis | Su | | | | | | | | | | | |
| | Tapetum type | G | | | | | | | | | | | |
| | Arrangement of tetrads | Is | | | | | | | | | | | |
| Matur | e pollen grains | Tw | | | | | | | | | | | |
| References | | IPP | Jonsson 1789 (cf. Stenar 1953) Mellink 1880 (cf. schnarf 1929) Stenar 1953 Bjornstad 1970 | | | McAl -lister 1914 | Stenar 1953 | Vesque 1878 (cf. Stenar 1953) Stenar 1953 Bjornstad 1970 | | | Stenar 1953 Bjornstad 1970 | | |

此表的制作参考了 Bjornstad (1970) 表 I +:存在.-:不存在. An:倒生. Al:蔥型. C:厚珠心. En,英地百合型. G:腺质型. L:线型. Nu:核型. IPP:本文实验结果. P:蓼型. Su:连续型. T:T一型. Tw:二细胞型. +: present. -:absent. An: anatropous ovule. Al: Allium type. C: Crassinucellate ovule. En: Endymion type. G:

^{+:} present. -: absent. An; anatropous ovule. Al; Allium type. C; Crassinucellate ovule. En; Endymion type. G; Glandular tapetum. L; Linear arrangement. Nu; nuclear endosperm. IPP; in the present paper. P; Polygonum type. Su; successive type. T; T-shaped arrangement. Tw; 2-celiled type.

从表 1 中可以看出,小玉竹和黄精属的其它种类在胚胎学性状上有着最大程度的相似,只在胚囊发育上存在一些差异。这种变异不仅存在于种间而且还发生于种内。引起这种变化的原因尚待进一步研究。由于黄精属植物迄今在小孢子发生,雄配子体及胚胎发育方面的研究空白,很难在这些性状上得出令人满意的结论。但根据小玉竹的研究资料及其与本属其它植物胚胎学性状的高度相关性,可以认为黄精属植物的重要胚胎学性状表现在: 1. 具隔膜蜜腺; 2. 子房壁及成熟胚珠的外珠被具草酸钙针晶; 3. 药壁绒毡层为腺质型; 4. 胞质分裂为连续型; 5. 成熟花粉粒为二细胞型; 6. 胚珠倒生,双珠被,厚珠心,珠孔由内珠被形成; 7. 成熟胚囊为单孢型或双孢型; 8. 近珠孔端大孢子最先退化形成蓼型或葱型胚囊,偶见英地百合型; 9. 助细胞具丝状器; 10. 反足细胞受精前退化; 11. 两极核于合点端融合形成初生胚乳核; 12. 合子第一次分裂为横分裂; 13. 胚乳核型。

3.2 黄精族的范围及其族内属间关系

Bentham & Hooker 建立黄精族以来的大多数系统中(Tahktajan,1987;Hutchinson,1973;Krause,1930;Engler,1888),黄精族都包括七筋姑属 Clintonia, 扭柄花属 Streptopus,万寿竹属 Disporum,黄精属 Polygonatum,竹根七属 Disporopsis,鹿药属 Smilacina 和舞鹤草属 Maianthemum。族内属间的系统关系曾被多次论述(Rao et al.,1994;Dahlgren et al.,1985; Sen,1974;Bjornstad,1970;Huthinson,1959,1934;Therman,1956; Stenar,1953;Krause,1930),但他们大多基于形态,细胞或孢粉方面的资料。值得提出的是,Bjornstad (1970)通过对黄精族 9 种植物的胚胎学观察以及本族胚胎学性状的分析比较,她认为七筋姑属和万寿竹属由于(1)缺乏隔膜蜜腺而具花被蜜腺,(2)果皮内缺乏草酸钙针晶,(3)胚囊形成过程中孢原细胞直接发育为大孢子母细胞等与黄精属、鹿药属及舞鹤草属不同,应从本族中分出。Dahlgren et al. (1985)正是接受了这种观点,并结合外种皮上具有植物黑色素(phytomelan)而将七筋姑属、万寿竹属和扭柄花属从黄精族(在Dahlgren et al. 单子叶植物系统中隶属于天门冬目 Asparagales,铃兰科 Convallariaceae)中移出放到百合目(Liliales)的 Uvulariaceae 科中。

植物黑色素是 Dahlgren et al. (1985)单子叶植物系统中区分天门冬目和百合目的一个重要特征。它是一种什么物质? Dahlgren et al. 是这样解释的:植物黑色素是一种不透明的,易碎的,化学惰性很强的炭状物质(an opaque, brittle, charcoal-like substance which is chemically very inert)。根据我们对黄精族植物种皮的野外和室内观察,七筋姑属,万竹属和扭柄花属植物的种皮都程度不同地呈现棕褐色,这与本族中其它属植物并无明显差异。此性状的系统学意义尚待进一步探讨。

根据已有的胚胎学资料,黄精族内 6 属及其近缘类群铃兰属 Convallaria 和沿阶草属 Ophipogon 的胚胎学性状总结归纳为表 2。

从表 2 中可以看出:(A)作为 Dahlgren et al. (1985) 界定黄精族范围重要性状之一的隔膜蜜腺,它在 Krause (1930) 概念的黄精族中确实存在两种状态,即有和无,但它在黄精族之外的百合类植物中并没呈现出什么规律性,且与其它性状如细胞学,孢粉学,胚胎学等也未表现出太大的相关性。尽管 Davis(1966)曾指出在百合科植物中隔膜蜜腺的存在代表了一种次生性状,但根据前人一些工作(Dahlgren and Clifford,1982;Utech,1979;Daumann,1970)以及对国产一些百合科植物的观察分析,我们认为这个性状的系统学价

表 2 黄精族及其近缘类群胚胎学性状比较表

Table 2 A comparison of the embryological characters of the Tribe Polygonateae and its allied taxa

| Characters | Polygon- atum | Smilacina | Maianthe- mum | Disporum | Clintonia | Streptopus | Convallaria | Ophipogon | |
|---------------------------|---------------------|--|--|--|--|--|--|-----------------------|--|
| Septal nectary | + | + | + | | -,+ | | | + | |
| Raphides | + | + | + | -,+ | _ | + | + | + | |
| Tapetum | G | G | | G | G | | G | G | |
| Cytokinesis | Su | Su | | Su | Su | | Su | Su | |
| Mature pollen grains | 2-cell or 3-cell | 2-cell | | 2-cell | 2-cell | | 2-cell | 2-cell | |
| Orientation of ovules | An | An | An | An | An | An | An | An | |
| Obturator | + | + | | + | + | + | + | + | |
| Integument | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | |
| Nucellus | С | С | С | С | T | С | С | С | |
| Parietal cell | +,- | +,- | + | - | - | + | + | + | |
| Embryo sac type | P,Al,En | En, Ad, Dr | Dr, Ad | P | Cl | Al,P | Al, En | P | |
| Filiform apparatus | + | + | + | + | + | | + | + | |
| Antipodal cells | 3 | 3,11 | 11 | 3 | 0 | 3 | 3 | 3 | |
| Position of fertilization | М | М | • | | | | М | М | |
| Embryogeny | Similar to As | Similar to As | | | , | | Similar to Ca | Similar to As | |
| Endosperm | Nu | Nu | Nu | Nu | Nu | Nu | Nu | Nu | |
| References | 参看表 1 | McAllis- ter,1914; Stenar, 1953; Gorham, 1953; Bjornst- ad,1970; Satarova, 1983; 饶广远*, | McAllis- ter, 1914; Stenar, 1953; Bjornstad, 1970 | Bjorns- tad, 1970; 饶广远, 1993; Goldblatt et al., 1984 | Smith, 1943; Pahuja et al., 1971; Bjornstad. 1970; 袁春军等, 1991a,b; Daumann, 1970 | McAllister, 1914; Satarova, 1985; 饶广远", 1993 | Stenar, 1953; Bjorns- tad, 1970; 饶广远。, 1993 | 李平等, 1989, 1991 | |

^{+:}存在. -;不存在. An;倒生、Al;蔥型、As;紫苑型、C;厚珠心、Cl;七筋姑型、Ca;石竹型、Dr;傷鲁撒型、En;英地百合型、G;縣质型、M;珠孔端、Nu;核型、P;蓼型、Su;连续型、T;薄珠心

值尚需进一步探讨。(B) 草酸钙针晶的存在与否曾被作为百合科植物重要的系统学性状(Dahlgren et al., 1985;Bjornstad,1970)。根据我们对黄精族植物花部器官的解剖学研究(饶广远*1993),结果表明扭柄花属植物中不仅有针晶存在,而且分布还相当普遍;针晶的存在与否和个体发育阶段密切相关,它一般在受精以后才在花部器官中出现。尽管我们在七筋姑属,万寿竹属植物中未发现有针晶存在,但 Goldblatt et al. (1984) 报道万寿竹

^{+:} present. -: absent. An: anatropous ovule. Al; Allium type. As: Asterad type. C: Crassinucellate ovule. Cl: Clintonia type. Ca: Caryophyllad type. Dr; Drusa type. En: Endymion type. G: Glandular tapetum. M: micropyle end. Nu: nuclear endosperm. P; Polygonum type. Su; successive type. T: T-shaped arrangement.

^{*} 饶广远,1993. 黄精族的系统学研究,博士学位论文.

属的 Disporum hookeri, D. maculatum 和 D. sessile 都发现有针晶和晶砂(crystal sand);同时在扭柄花属的 Streptopus amplexifolium 以及 Uvularia 属的 Uvularia sessifolia 中也发现有针晶和晶砂。因此针晶作为重要的系统学性状是不可取的。(C) 周缘细胞的有无也曾是探讨百合科植物系统关系的一个重要特征(Dahlgren et al.,1985)。从表 2 和表 1 中可以看出此性状是不稳定的,它在属内,甚至同一种中都发生变化。Bjornstad (1970) 注意到了这种现象,他指出周缘细胞存在与否经常在同一种内发生变化。后来,他又指出在黄精属和鹿药属植物的胚囊形成过程中经常发现没有周缘细胞形成,这很难用观察错误来解释。因此,周缘细胞的系统学意义是有限的。

根据以上分析, Dahlgren et al. (1985)将七筋姑属, 扭柄花属和万寿竹属从黄精族分出所依据的性状是不可靠的, 因此, 我们不赞成 Dahlgren et al. 的分类学处理。

黄精族植物在胚胎学性状上分异较大,但胚珠倒生,双珠被,核型胚乳,腺质型绒毡层以及小孢子发生过程中胞质分裂连续型为其共性。本族胚胎学方面的变异主要体现在胚囊类型上,单孢、双孢和四孢胚囊都能在本族中找到其代表。从表 2 中不难看出,四孢胚囊是七筋姑属和舞鹤草属的特征,同时也存在于鹿药属部分种类中;双孢胚囊见于扭柄花属、黄精属以及部分鹿药属植物中;单孢的蓼型胚囊是万寿竹属的特征,但也存在于黄精属一些植物中。不同胚囊类型之间的关系,从个体发育细胞学的观点来看,双孢子和四孢子的胚囊类型很自然的是由单孢子胚囊所衍生,由于减数分裂时,部分地或完全地不形成细胞壁而产生双孢子和四孢子的类型(胡适宜,1982)。由于胚胎发生方面资料的贫乏,这一重要胚胎学性状的系统学意义目前尚不清楚。从比较胚胎学的角度看,黄精属和鹿药属比较近似,而和七筋姑属的差异最大,这和形态学,细胞学以及孢粉学研究的结果一致(Rao et al. 1994;饶广远*1993;Sen 1974,1975;Therman 1956)。要深入了解黄精族的系统地位及其属间的系统关系尚需进一步丰富本族植物胚胎学资料,然后,综合其它学科的资料再作进一步比较分析。

参考文献

李平, 郑学径, 黄旭, 1989. 麦冬的胚胎学研究. 四川大学学报(自然科学版), 26(1):1~8

李平, 刘冬梅, 1991. 麦冬的双受精, 胚和胚乳的发育研究, 四川大学学报(自然科学版), 28(专集): 80~, 87

陈祖铿,周馥,王伏雄,1988,知母雄配子体发育的研究,植物学报,30(6):569~573

陈祖铿,王伏雄,李芝莉, 1990. 知母的胚胎学研究. 植物分类学报, 28(3): 223~227

玛海希瓦里著, 陈机译, 1966. 被子植物胚胎学引论. 北京: 科学出版社, 455

赵桦, 郑学径, 1988. 丫蕊花的双受精及胚和胚乳发育的初步观察, 植物学报, 30(4):347~351

胡适宜,1982.被子植物胚胎学.北京:高等教育出版社,264

袁容军, 李平, 郑学径, 1991. 七筋姑的大小孢子发生, 雌雄配子体发育及多糖 物质的动态. 云南植物研究. 13(3): 297~302

袁容军, 李平, 1991. 七筋姑的双受精及胚乳发育的研究. 四川大学学报(自然科学版). 28(专集):50~56

Bentham G. Hooker J D. 1883. Liliaceae. Gen Pl. London. 3:784~836

Bjornstad I N. 1970. Comparativve embryology of Asparagoideae—Polygonateae. Liliaceae. Nytt Mag Bot. 17:169~207

Dahlgren R M T, Clifford H T, 1982. The Monocotyledons: A Comparative Study. London: Academic Press, 378

- Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F, 1985. The Families of the Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag, 520
- Daumann E. 1970. Das Blutennektarium der Monocotyledonen under besonderer Bericksichtigung seiner systemmatischen und phylogenetisch Bedeutung. Feddes Repert. 80: 463~590
- Davis G L. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley and Sons Inc. 157
- Goldblatt P. Henrich J E. Rudall P. 1984. Occurrence of crystales in Iridaceae and allied families and their phylogenetic significance. Ann Missouri Bot Gard. 71: 1013~1020
- Gorham A L, 1953. The question of fertilization in Smilacina racemosa (L.) Desf. Phytomorphology, 3: 44~50
- Hutchinson J. 1959. The Families of Flowering Plant. Vol 2, Monocotyledons. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press
- Krause K. 1930. Liliaceae. In: Engler A. Prantl K eds. Die Naturliche Pflanzenfamilien. Auf 2. Band 15a. Leipzig: Verlag Von Wilhelm Engelmann. 227~386
- McAllister F. 1941. The development of the embryo sac in the Convallariaceae. Bot Gaz. 58: 137~153

Pahuja A N. Kumar V. 1970. Embryo sac development. cytology and systematic position of *Clintonia*. Phytomorphology. 20 (2): 97∼102

- Rao G Y, Pan K Y, 1994. Pollen Morphology of the tribe Polygonateae and its systematic significance. Cathaya, 6: 75~91
- Satarova T N. 1984. Embryologia Smilacina racemosa and S. stellata. Bot Zhurn. 69 (4): 481~491
- Satarova T N. 1985. Ovule and embryoy sac development in Stretopus amplexifolius. Bot Zhurn. 70 (3): 373~378
- Sen S. 1974. Chromosome evolution in Polygonateae. Bull Bot Soc Bengal. 28: 103~111
- Sen S. 1975. Cytotaxonomy of Liliales. Feddes Repert. 86(5): 255~305
- Smith F H, 1943. Megagametophyte of Clintonia. Bot Gaz, 105: 263~267
- Stenar H. 1953. The embryo sac type in Smilacina. Polygonatum and Theropogon (Liliaceae). Phytomorphology, 3: 326~338
- Therman E. 1956. Cytotaxonomy of the tribe Polygonateae. Amer J Bot. 43: 134~142
- Utech F H. 1979. Floral vascular anatomy of the himalayan *Theropogon pallidus* Maxim. (Liliaceae-Convallarieae). Ann Carnegie Mus. 48 (3): 25~41

图版说明 Explanation of Plates

- Ant. 反足细胞, Ca. 顶细胞, Cb. 基细胞, DSy. 退化的助细胞, EA. 卵器, EC. 卵细胞, SN. 次生核, Z. 合子。
- 图版1 1. 次生造孢细胞及未完全分化的药壁。2. 次生造孢细胞及分化完全的药壁。3. 小孢子母细胞。4.5. 小孢子母细胞的减数分裂。6. 小孢子二分体,四分体及绒毡层。7. 单核小孢子有丝分裂末期。8. 二胞花粉。9. 孢原细胞。10. 孢原细胞平周分裂产生周缘细胞和造孢细胞。(1,2,3×400,4,5,6,7×960,9,10.×640)
- 图版2 11. 周缘细胞和造孢细胞。12. 大孢子母细胞。13. 大孢子母细胞减数分裂中期。14,15. 示珠孔 端退化的二分体细胞。16,17. 示二核胚囊。(17. ×480; 其余均放大640倍)
- **图版3** 18. 四核胚囊。19. 成熟胚囊。20. 示次生核及反足细胞。21. 示卵细胞及退化的助细胞。22. 合子。23. 二细胞原胚。24. 五细胞原胚。25,26. 顶端具八分体的原胚。27. 棒状原胚。28,29. 球形胚。30. 示合点端巨形胚乳核。(18,20,21,22,24,25,27. ×400, 19. ×200, 23,26. × 640, 28,29,30. ×250)
- Ant. Antipodal cells, Ca. Apical cell, Cb. Basal cell, DSy. Degenerated synergid, EA. Egg apparatus, EC. Egg cell, SN. Secondary nucleus, Z. Zygote.
- Plate 1 1. One locule, showing the secondary sporogenous cells surrounded by the uncompletely formed anther wall. 2. The secondary sporogenous cells and the fully formed anther wall. 3. Microspore mother cells. 4, 5. Meiotic division of the microspore mother cell. 6. Dynads, tetrads and tapetum. 7. The telophase in mitosis of microspore. 8. The bicellular pollen grains, showing the spherical generative cell. 9.

Archesporial cell. 10. The archesporial cell divides periclinally and produces a parietal cell and a sporogenous cell. (1,2,3. ×400;4,5,6,7.×960; 9,10.×640)

Plate 2 11. A parietal cell and a sporogenous cell. 12. Megaspore mother cell. 13. Metaphase I in the meiosis of megaspore mother cell. 14,15. Showing the degeneration of the micropylar cell of dynad. 16, 17. 2-nucleated embryo sac. (17. ×480; All others. ×640)

Plate 3 18. Showing the 4-nucleated embryo sac. 19. The mature embryo sac. 20. Showing the secondary nucleus and antipodal cells. 21. Egg cell and the degenerated synergids. 22. Zygote. 23. 2-celled proembryo. 24. 5-celled proembryo. 25. Proembryo with an octant. 27. club-shaped proembryo. 28, 29. Globular proembryo. 30. Showing the gigantic endosperm nucleus in the chalazal end. (18,20,21,22,24, 25,27. ×400; 19. ×200; 23,26. ×640; 28,29,30. ×250)



中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究 实验室设备开放试行办法

本开放研究实验室以系统与进化植物学和保护生物学为主要方向,涉及生物多样性、系统发育、数量分类学、细胞分类学、居群(群体)生物学,物种生物学和分子系统学等研究领域。现由下列实验室组成,比较解剖与胚胎学实验室、细胞学实验室、同工酶实验室、DNA实验室、数量分类学与信息系统实验室。

本实验室以加强国内外合作,提高学术水平为宗旨,最大限度地向国内外开放。由于我实验室目前空间严重不足,经费很有限,暂时难以接纳所有要求来室工作的研究人员。特制订以下暂行开放办法:

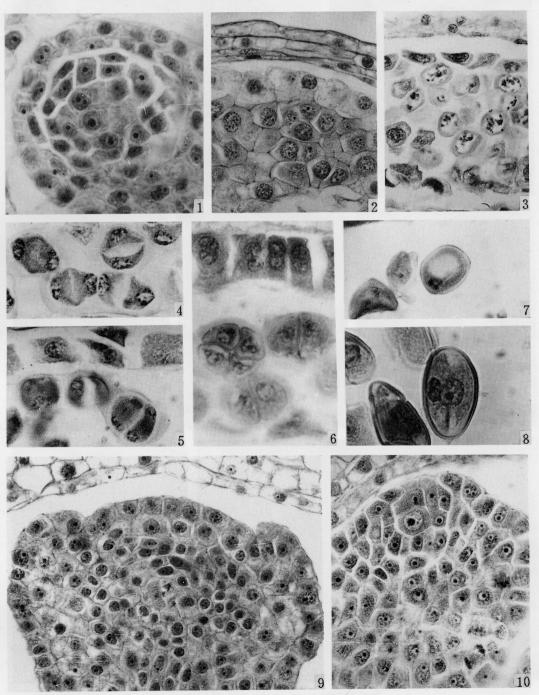
- 1. 年轻学者向实验室提出申请,经批准后承担本实验室课题。成果共享,但以本实验室为主。经费与住宿由本实验室提供。
- 2. 自带题目和材料,基本上不具备独立操作和分析能力的学者向本实验室提出申请,经批准后在商定的时间内在本实验室工作。成果共享,下分两种情况:(1)成果以客座研究人员为主,本实验室收取药品费,仅器占用费和必要的管理费。(2)成果以本实验室为主,实验室提供住宿条件,本实验室仅收取药品费。
- 3. 自带题目和材料,并基本上具备独立操作和分析能力的学者向本实验室提出申请,经批准后在商 定时间内在本实验室工作,成果共享,原则上以客座研究人员为主。本实验室收取药品费、仪器占用费和 必要的管理费。
- 4. 自带题目和材料,并独立承担实验和分析工作的学者可在商定的时间内利用本实验室条件工作。 成果由访问学者享有(但文章必须注明实验工作在本实验室完成)。本实验室收取药品费,仪器占用费和必要的管理费。
 - 5. 与我室合作培养研究生,来室进修人员将参照上述方法执行。

凡希望前来我室学习、进修和开展研究工作的人员可来函家取申请表格,并提前6个月提交申请表,经我室学术领导小组研究审批后,提前3个月答复申请者。对于具有良好研究基础的申请人(尤其是优秀青年研究人员)和与国家重大或重点项目有关的申请以及经室学术领导小组审查被认为具有重要意义的研究项目,本室将给予优先考虑并在研究条件和研究经费上给予适当优惠。

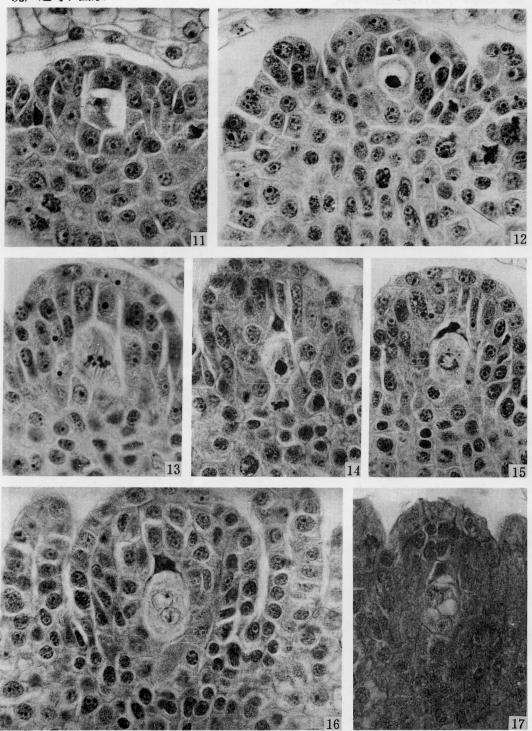
Rao Guang-yuan et al.: Embryological Studies in Polygonatum humile

Fisch. ex Maxim.

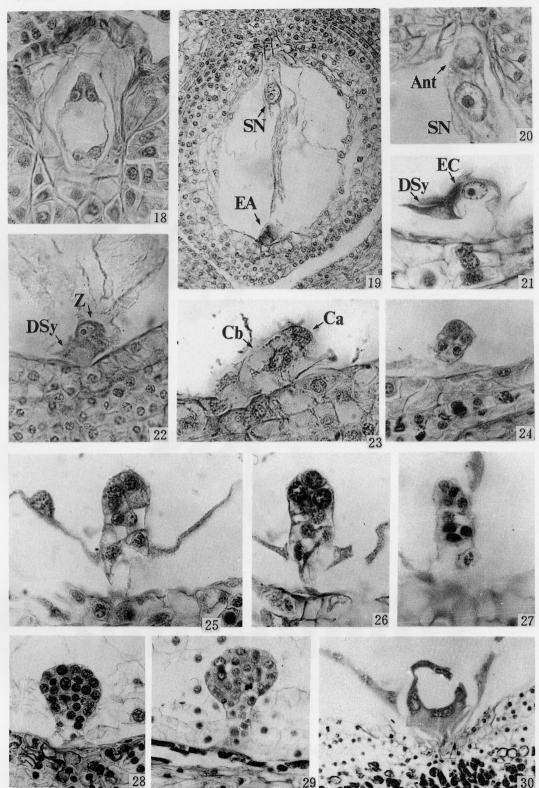
Plate 1



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text